WACHSTUM UND AUFBAU VON SPONGOMORPHA AERUGINOSA (CHLOROPHYTA, ACROSIPHONIALES)

PETER KORNMANN
Biologische Anstalt Helgoland

EINLEITUNG

In zahlreichen Arbeiten dienten Algen als Objekte für das Studium von Regenerationsvorgängen und Erscheinungen der Polarität. Dagegen ist — von *Chara* abgesehen — über das normale Wachstum, den zeitlichen Ablauf von Teilung und Streckung der Zellen und die Entstehungsgeschichte des typischen Thallus nur wenig bekannt. Für solche Untersuchungen bietet sich die Kultur von Algen im Laboratorium an. Formen von einfachem Aufbau sind hervorragend geeignet, um Wachstumsvorgänge in ihrer Abhängigkeit von den sie beeinflussenden Faktoren zu erforschen. Das interkalare Wachstum wurde an der monosiphonen, mehrkernigen *Urospora wormskioldii* studiert (Kornmann 1966). Die Entstehung eines verzweigten monosiphonen Thallus aus einer vielkernigen Apikalzelle konnte an dem Beispiel von *Acrosiphonia* verfolgt werden (1965). *Spongomorpha aeruginosa* ist äusserlich gleichartig aufgebaut, hat aber einkernige Zellen und stellt damit das einfachste Muster eines solchen Thallus dar.

DER WACHSTUMSABLAUF

Die sich über fünf Tage erstreckende Bildfolge in Abbildung 1 zeigt die Entstehung eines reich verzweigten Thallus aus einem abgetrennten Fadenende. Die Skizzen wurden mit Hilfe eines Okularmikrometers an den ersten drei Tagen jeweils zweimal, dann einmal täglich gezeichnet, die letzte Zeichnung wurde nach einem Präparat der fixierten Pflanze angefertigt. Die Kulturbedingungen: Erdschreiberlösung, Temperatur 15° C, Belichtungsrhythmus 14: 10 Stunden mit einer Tageslicht- Leuchtstofflampe 40 W in 30 cm Entfernung, was etwa 1150 Lux am Platz der Kulturschale entsprach. Die Verlängerung der Achsen erfolgt allein durch das Wachstum der Apikalzellen, die abgegliederten Zellen strecken sich nicht mehr. Die Teilung und Streckung der Apikalzelle setzt sich gleichmässig während der 10stündigen Dunkelheit fort; die Frage muss jedoch offen bleiben, ob nicht mit genaueren Messmethoden eine rhythmische Schwankung nachzuweisen ist. Unter den angegebenen Versuchsbedingungen kann der tägliche Zuwachs eines Achsenfadens bei dreimaliger Teilung der Apikalzelle 0.6 mm erreichen. Die Wachstumsgeschwindigkeit der Hauptachse verringert sich stetig, sie wird im Laufe des fünften Tages der Beobachtung von den in immer dichterer Folge gebildeten und schneller wachsenden Zweigen überholt. Drei Tage alte Zweige sind bereits wieder verzweigt; die Seitenzweige entstehen nicht in streng akropetaler Folge. An der Basis des abgetrennten Fadens hatte sich schon innerhalb eines Tages eine Rhizoidzelle gebildet, aus der in vier Tagen ein knapp 1 mm langes, verzweigtes Rhizoid entstand.

Es war nicht möglich, die zeichnerische Registrierung über mehr als fünf Tage auszudehnen. Jedoch genügt diese kurzfristige Beobachtung, um zu ermessen, wie schnell unter optimalen Bedingungen ein dichtes, pinseliges *Spongomorpha*-Büschel heran-

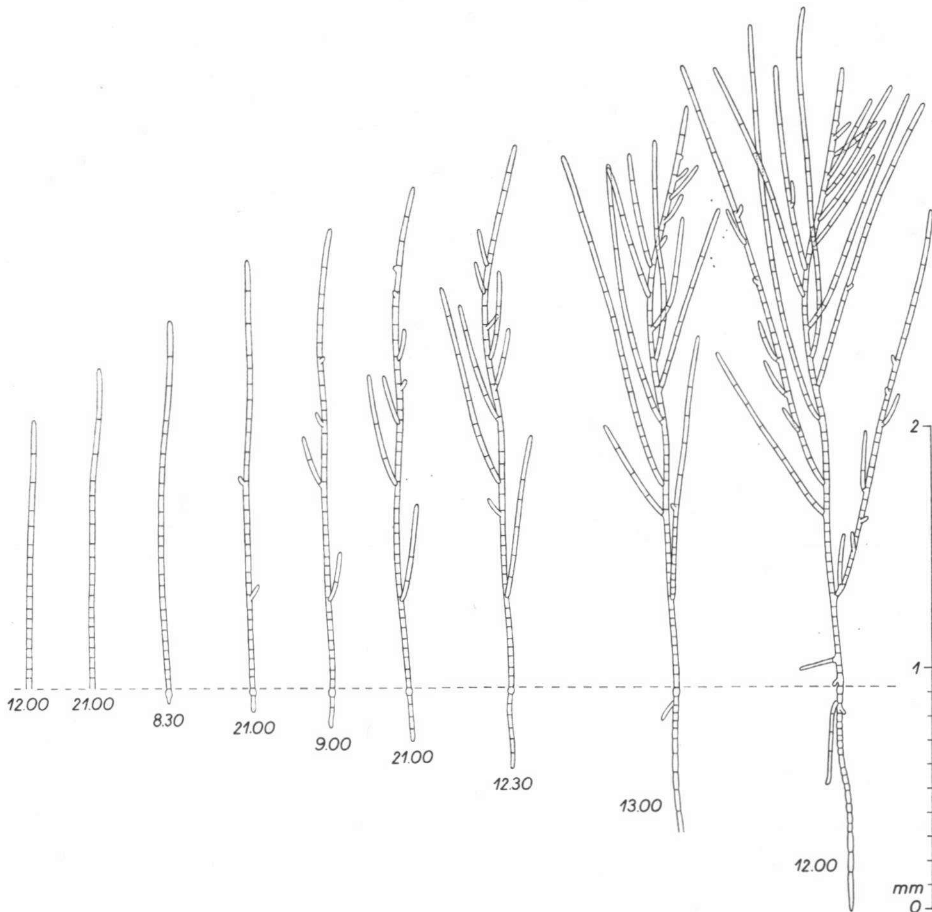


Abb. 1. Wachstum von *Spongomorpha aeruginosa* während 5 Tagen. Nähere Angaben im Text.

wachsen kann. Durch Abtrennen wachsender Fadenenden lässt sich die Alge beliebig lange in vegetativem Zustand weiterkultivieren. In einer sich selbst überlassenen Kultur werden die Büschel nach Aufhören des Wachstums von der Basis zur Spitze fortschreitend fertilisiert.

Eine eingehende Untersuchung über den Einfluss äusserer Faktoren auf den Wachstumsverlauf war nicht beabsichtigt. Die wenigen durchgeführten Versuche ergaben die erwartete Abhängigkeit von Lichtintensität und Temperatur. Bei 5° C sind Teilung und Wachstum sehr verlangsamt, die Zellen erreichen aber eine grössere Länge. Vor der Teilung stehende Apikalzellen konnten über 400 μ lang sein.

WACHSTUM UND TEILUNG DER APIKALZELLE

Die polare Differenzierung sowie die morphologische und physiologische Ungleichheit der aus der Teilung entstandenen Zellen sind Wesensmerkmale der Apikalzelle. In den rasch wachsenden Scheitelzellen von *Spongomorpha* wird das Netz des Protoplasten von

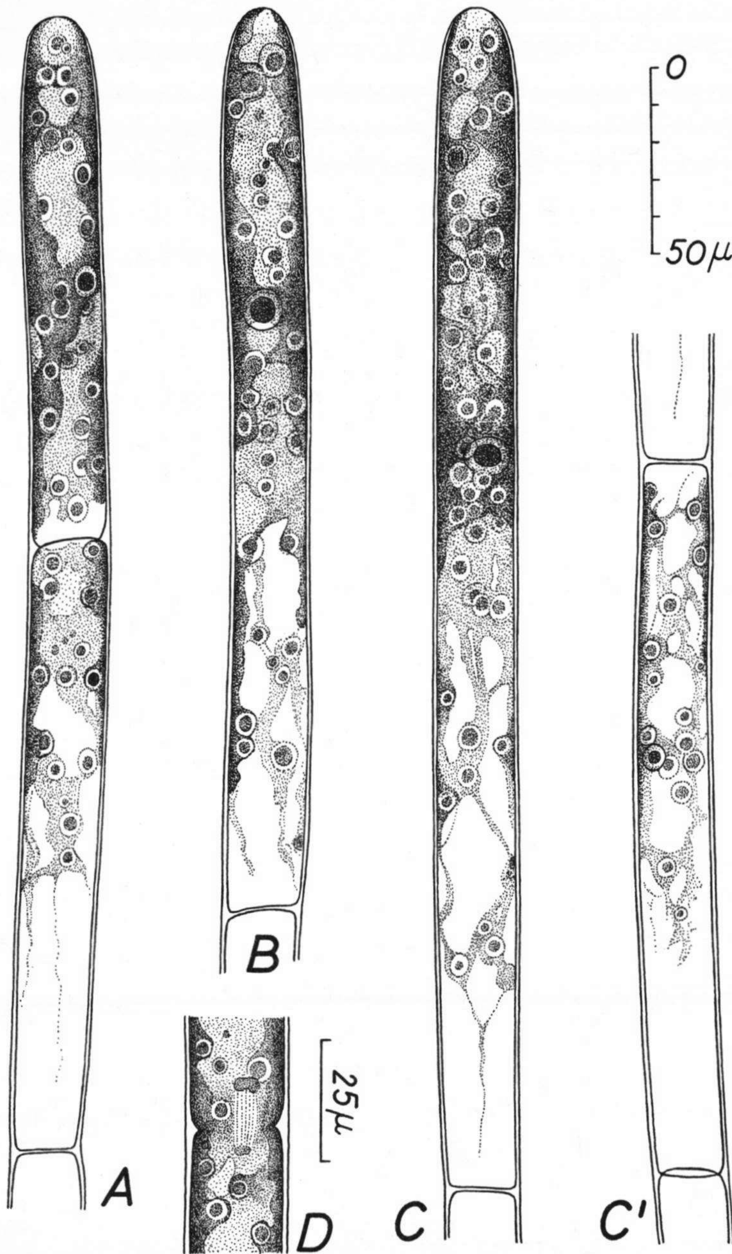


Abb. 2. Fadenenden von *Spongomorpha aeruginosa* aus Kultur bei 5° C. A, B Kurze und mittellange Apikalzellen, C ausgewachsene, kurz vor der Teilung stehende Apikalzelle mit der zugehörigen Subapikalzelle C'. D Telophase einer Kernteilung in der Apikalzelle. Eisenhämatoxylin nach Hansen.

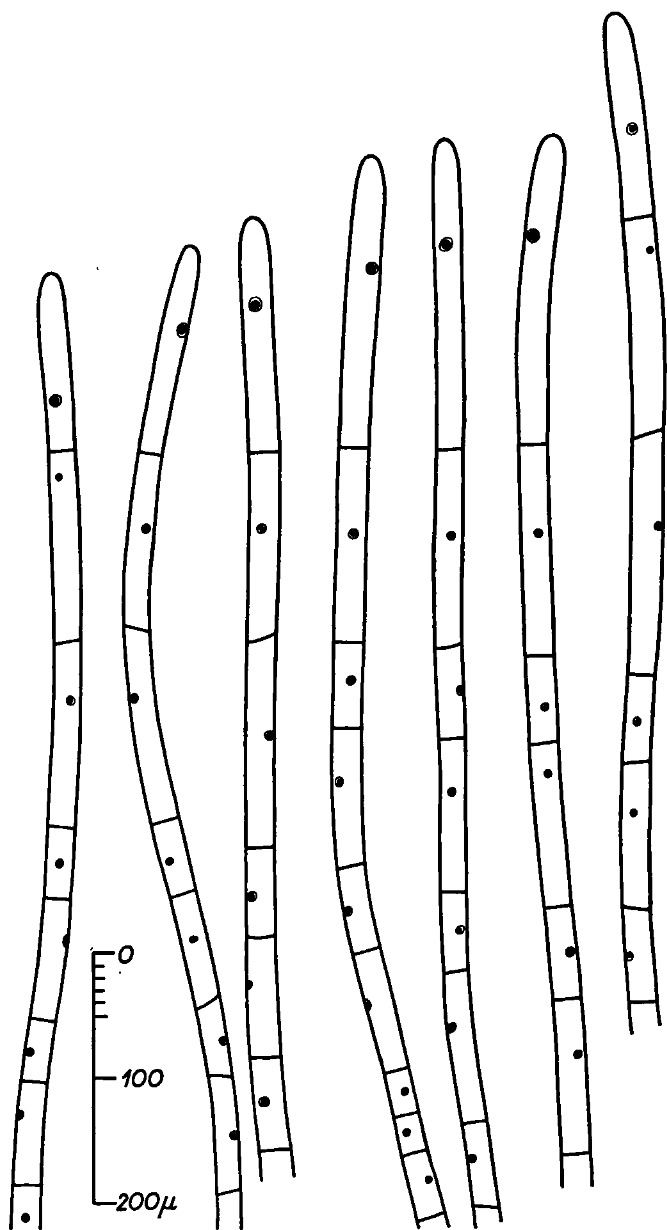


Abb. 3. *Spongomorpha aeruginosa* aus Kultur bei 5° C. Gesetzmässige Lage der Kerne in den ganz regelmässig aufgegliederten Zellen der Fadenenden.

der Basis zur Spitze zunehmend dichter und reicher an Pyrenoiden (Abb. 2). Die Lage des Zellkerns steht in gesetzmässiger Beziehung zu dem Alter der Zelle, was aus den Abbildungen 3 und 4 klar ersichtlich ist. Abbildung 3 zeigt Fadenenden der bei 5° C kultivierten Pflanze, Abbildung 4 wurde nach Präparaten von Naturmaterial vom 15. Februar 1964 zusammengestellt. Für die Bildserien wurden Fadenenden ausgewählt, die etwa gleich schnell gewachsen waren, was aus der fast gleichen Länge der jeweiligen Subapikalzellen geschlossen werden kann. Kurz nach erfolgter Teilung liegen die Kerne noch einander genähert in etwa gleichem Abstand von der neuen Querwand. Sie entfernen sich offenbar rasch voneinander; in der Apikalzelle nimmt der Kern seinen Platz in einem bestimmten Abstand unter der Spitze ein.

Äussere Einflüsse wie Licht und Temperatur sowie innere, im Alter der Pflanze begründete Faktoren bestimmen die Länge der Apikalzelle, bevor sie sich teilt. Kurz vor der Teilung verlagert sich der Kern geringfügig basalwärts. Einzelheiten des Teilungsablaufes konnten mit den angewandten Färbemethoden — Eisenhämatoxylin nach Hansen und Alizarinviridin — nicht erfasst werden. Nicht zu übersehen ist aber die Ungleichheit der Schwesterkerne: die wachsende Apikalzelle hat stets einen wesentlich grösseren Kern als die Subapikalzelle. Schon in der Telophase wird dieser Unterschied deutlich erkennbar (Abb. 2 D).

TEILUNG DER FADENZELLEN

In rasch wachsenden Fäden ist die Subapikalzelle stets ungeteilt. Die unter ihr liegende Fadenzelle teilt sich, wie aus den Abbildungen 3 und 4 ersichtlich ist, ziemlich regelmässig jeweils kurze Zeit bevor die Apikalzelle wieder teilungsfähig wird. Auch die langgestreckten subapikalen Fadenzellen sind polar differenziert (Abb. 2), der dichtere Teil des Chromatophors und der Kern liegen der oberen Querwand genähert. Der Lage des Kerns entsprechend teilt sich die Zelle etwa im Verhältnis 2 : 5, wobei der Protoplast wiederum ungleich auf die Schwesterzellen verteilt wird.

Die Zellen der bei 5° C kultivierten Pflanzen erreichen zwar nicht die Länge der am natürlichen Standort gewachsenen, stimmen aber in ihrer Morphologie und dem Teilungsablauf völlig mit ihnen überein (vgl. die Abb. 3 und 4). Nur selten wurde *Spongomorpha aeruginosa* im Zustand ihrer stärksten vegetativen Entfaltung dargestellt, wie es das vorliegende Thema verlangt. Entsprechende Bilder kann man aber bei Kjellman (1893) finden, zum Beispiel auf Tafel V, Fig. 9 und 10 oder auf Tafel VI, Fig. 7 und 14.

DIE VERZWEIGUNG

Die Seitenzweige entstehen immer nur aus den oberen kürzeren inhaltsreicheren Schwesterzellen der ursprünglichen Glieder, die damit den Charakter von Knotenzellen erhalten. Die Zweigbildung ist an einer Serie von Photos in Abbildung 5 veranschaulicht. Sie beginnt mit einer lokalen Vorwölbung der Wand im obersten Teil der Zelle, stets in einem geringen, ziemlich gleichmässigen Abstand von der benachbarten Querwand. Ausser ihrem dichten Protoplasten enthält die Zweiginitialzelle einen ihrer Funktion entsprechend auffallend grossen Kern. Er wandert mit der Hauptmasse des Protoplasten in die Zweiganlage ein. Die Wandbildung erfolgt erst, wenn die Seitenachse eine bestimmte Länge erreicht hat. Die Trennwand liegt im allgemeinen an der Basis des Seitenzweiges, kann aber gelegentlich auch in der Hauptachse gebildet werden. Es ist sehr wahrscheinlich, dass der Kern kurz vor der Abtrennung des Zweiges geringfügig in basaler Richtung zurückwandert.

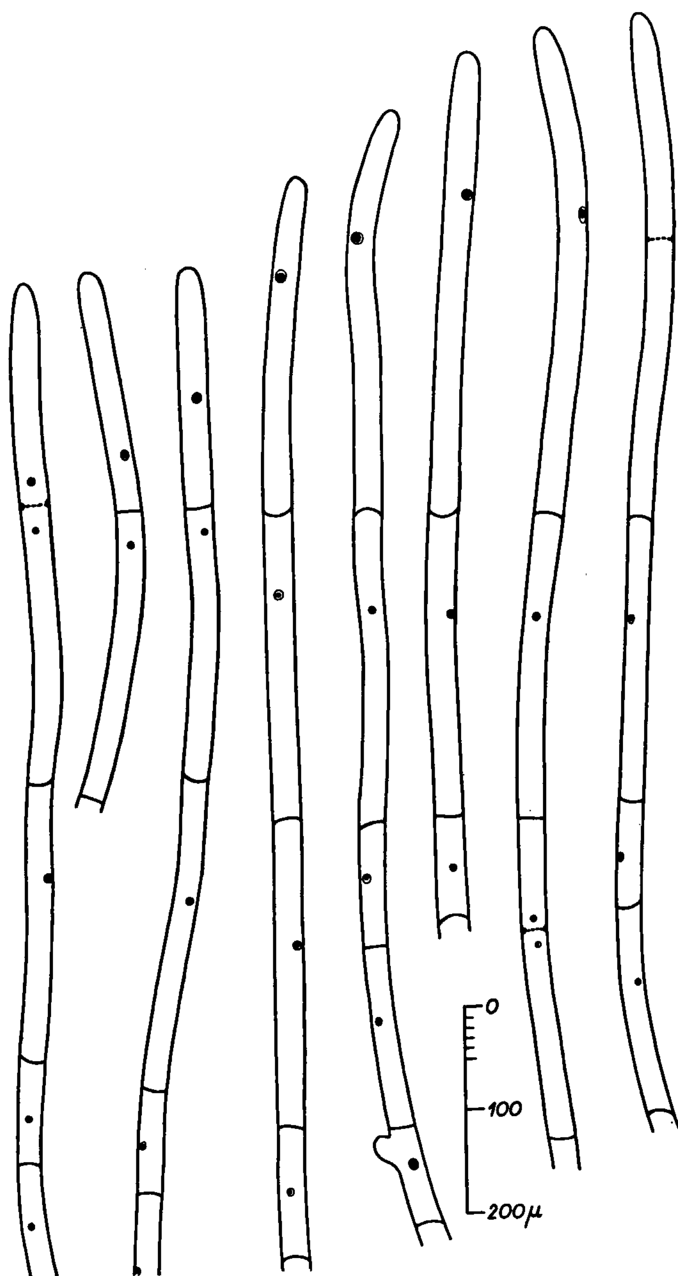


Abb. 4. *Spongomorpha aeruginosa*, bei Helgoland am 15-2-1964 gesammelt. Gleiche Gesetzmässigkeit des Aufbaus und der Lage der Kerne wie im Kulturmaterial der Abbildung 3.

ALLGEMEINE BETRACHTUNGEN

1. Ein bemerkenswertes Ergebnis der vorliegenden Studie ist das Verhalten der Kerne, die ihre Lage in der Zelle während der Generationsdauer ganz gesetzmässig verändern. Ähnliche Vorgänge wurden auch in der Apikalzelle von *Acrosiphonia* beobachtet (Kornmann 1965), wo das Bild durch die Vielzahl der Kerne noch eindrucksvoller wird. Zentral gesteuert bewegen sie sich in völliger Ordnung und werden damit zu einer physiologischen Einheit. Lange vor der Zellteilung wandern die Kerne in gegensätzlicher Richtung aufeinander zu und sammeln sich in einem hyalinen Plasmaring, dem Ort der späteren Wandbildung. Nach der gleichzeitig erfolgenden Teilung rücken die Kerne in geschlossener Front in die neue Apikal- und Subapikalzelle vor und verteilen sich über den Protoplasten. Wie diese Bewegungen zustande kommen, ist ungeklärt. Wahrscheinlich wandern die Kerne aktiv, sonst müsste man recht komplizierte Strömungsvorgänge des Protoplasmas annehmen. Auch die Beobachtungen bei *Spongomorpha* sprechen für eine aktive Kernwanderung. Nach der Teilung strebt der Kern rasch und stetig seinem Platz im oberen Teil der Apikalzelle zu, behält ihn dort langezeit unverändert bei und verlagert sich erst kurz vor der Teilung geringfügig in basaler Richtung. Diese gesetzmässige Lage des Kerns schliesst den Einfluss von Strömungen geradezu aus.

2. Die in allen Phasen bei *Spongomorpha* beobachtete Zweigbildung steht nicht mit der Lehrmeinung in Einklang, dass die Verzweigung eines Zellfadens an eine Richtungsänderung der Teilungsspindel gebunden sei. Diese Vorgänge sind bei *Spongomorpha* überhaupt nicht miteinander gekoppelt. Wie Abbildung 5 zeigt, ist der Seitenzweig schon zu bedeutender Länge herangewachsen, bevor die Kernteilung erfolgt. Dagegen ist ein anderer Vorgang leicht zu beobachten: die Verzweigung wird mit einer Aktivierung der Mutterzelle eingeleitet. Durch eine verstärkte Assimilation wird die Substanz des Protoplasten vermehrt und der Zellkern vergrössert sich ganz erheblich. Diese Vorgänge gehen mit einer lokalen Membranveränderung einher, durch die die Zelle streckungsfähig wird.

3. Bei *Spongomorpha* und *Acrosiphonia* sind nur die Apikalzellen streckungsfähig. Ihr Wachstum unterscheidet sich damit grundlegend von *Cladophora*, wo auch subapikale Zellen an der Streckung teilnehmen. Sollte darin vielleicht die unterschiedliche Feinstruktur der Zellwände begründet sein (Jónsson 1962)? Die Abtrennung der *Acrosiphoniales* von den *Cladophorales* wird also auch durch die Analyse des Wachstumsvorganges gerechtfertigt.

4. Für die energetische Betrachtung des pflanzlichen Wachstums könnte der in allen Einzelheiten zu registrierende Wachstumsablauf eines so leicht kultivierbaren Objektes von Nutzen sein. Teilung und Wachstum gehen während der 10stündigen Dunkelheit gleichmässig weiter. Ohne assimilatorischen Stoffgewinn kann die Neubildung von Zellinhalt und Membran während dieser Zeit nur durch eine Umlagerung von Reservestoffen erfolgen, deren Abbau auch noch die für diese Vorgänge notwendige Energie liefern muss. Schliesslich dürften die Apikalzellen von *Spongomorpha* und *Acrosiphonia* sicherlich lohnende Objekte für die Untersuchung ihres Feinbaus in Abhängigkeit von ihrem jeweiligen physiologischen Zustand darstellen.

Bei der Anfertigung der Präparate und Zeichnungen hat mich mein technischer Assistent, Herr Paul-Heinz Sabling, in dankenswerter Weise unterstützt.

ANGEFÜHRTE SCHRIFTEN

JÓNSSON, S., 1962. Recherches sur les Cladophoracées marines (structure, reproduction, cycles comparés, conséquences systématiques). Annls Sci. nat. (Bot.), Ser. 12, 3: 25—230.

KJELLMAN, F. R., 1893. Studier öfver Chlorophycéslägtet Acrosiphonia J. G. Ag. och dess skandinaviska arter. Bihang K. Sv. Vet.-Akad. Handl., Bd. 18, Afd. 3, No. 5: 1—114.

KORNMANN, P., 1965. Zur Analyse des Wachstums und des Aufbaus von Acrosiphonia. Helgoländer wiss. Meeresunters. 12: 219—238.

—— 1966. Wachstum und Zellteilung bei Urospora. Helgoländer wiss. Meeresunters. 13: 73—83.

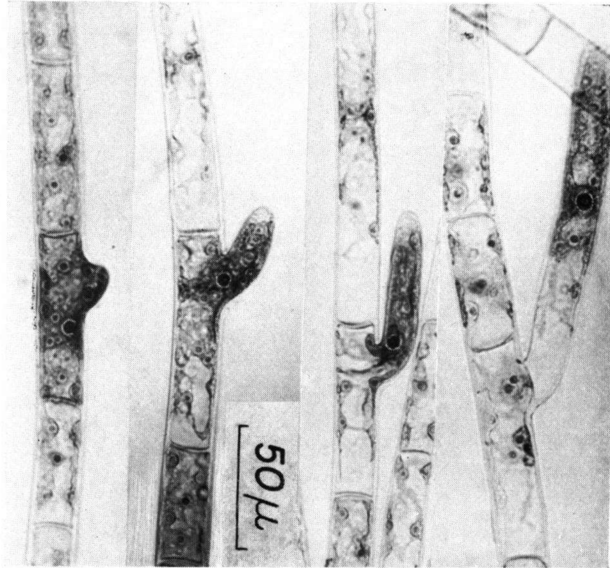


Abb. 5. *Spongomorpha aeruginosa* aus Kultur bei 15° C. Entstehung eines Seitenzweiges. Eisenhämatoxylin nach Hansen.